RECHERCHES SUR L'*ULOTHRIX FLACCA* (DILLWYN) THURET (CHLOROPHYCÉE, ULOTRICHALE) DES CÔTES DE BRETAGNE

I. - Morphologie, cytologie, caryologie et reproduction de la variété *geniculata* (Jónsson) Berger-Perrot

Y. BERGER-PERROT*

RÉSUMÉ. — L'*Ulothrix flacca* variété *geniculata* des côtes de Bretagne présente un cycle de développement digénétique hétéromorphe avec alternance de gamétophytes pluricellulaires filamenteux et de sporophytes unicellulaires codioloïdes. Les gamétophytes monoïques et haploïdes (n $\simeq$ 9) produisent des zoogamètes biflagellés isogames au nombre de 12 à 32 par gamétocyste. Les zygotes vrais, uninucléés, se développent en sporophytes diploïdes (2n $\simeq$ 18) qui, après avoir subi la méiose, se transforment en sporocystes produisant des zoospores quadriflagellées ou aplanospores, (au nombre de 8 à 16) redonnant des gamétophytes filamenteux.

Les gamétophytes sont capables en outre d'une importante reproduction directe assurée par: 1) des zoospores quadriflagellées (micro et macrozoospores) et des aplanospores; 2) des propagules (cellules isolées du filament mais entourées de leur paroi) et des boutures (tronçons de filaments); 3) des zygotes apocaryogamiques ou faux zygotes, renfermant deux noyaux et donnant d'emblée des gamétophytes filamenteux haploïdes; 4) des gamètes parthénogénétiques qui engendrent, comme chez les autres *Ulothrix*, une génération intermédiaire codioloïde haploïde dont les spores quadriflagellées se développent en gamétophytes filamenteux haploïdes.

L'influence des facteurs externes sur l'initiation des divers organes reproducteurs et sur l'abondance relative des vrais et faux zygotes est étudiée et discutée.

SUMMARY. — The *geniculata* variety of *Ulothrix flacca* of the Brittany coasts presents a digenetic heteromorphic life-cycle with alternation of pluricellular filamentous gametophytes and unicelled *Codiolum*-like sporophytes. The monoecious and haploid gametophytes (n $\simeq$ 9) produce isogamous biflagellate gametes numbering 12 to 36 for gametangium. The true uninucleated zygotes develop as diploid unicelled sporophytes (2n $\simeq$ 18) which, after meiosis, become sporangia producing 8 to 16 quadriflagellated zoospores or aplanospores which in turn reproduce filamentous gametophytes.

The gametophytes are also capable of an important direct reproduction: 1) through quadriflagellated zoospores (micro and macrozoospores) and aplanospores; 2) through

* Station Biologique, 29211 Roscoff, France.

Cryptogamie · Algologie, 1980, I, 4: 321-349.

Source MNHN, Paris

propagules (cells isolated from the filament but surrounded by cell-walls) and by slips (filaments fragments); 3) through apocaryogamic binucleated zygotes or false zygotes giving at once filamentous haploid gametophytes; 4) through parthenogenetic gametes which produce, as other *Ulothrix* do, an intermediary haploid *Codiolum* generation whose quadriflagellated spores develop as filamentous haploid gametophytes.

There follows a study and discussion of 1) the influence of external factors determining which type of reproduction will occur, 2) the influence of these factors on the relative abundance of real and false zygotes.

INTRODUCTION

Dans la note précédente (BERGER-PERROT, 1980) nous avons discuté les problèmes taxinomiques concernant l'*Ulothrix flacca* dont le polymorphisme important a provoqué de nombreuses confusions. Nous avons tenté de remédier à cette situation en reconnaissant plusieurs variétés au sein de cette espèce; la variété *geniculata*, dont l'étude détaillée fait l'objet du présent travail, est caractérisée par le développement de ramifications vraies qui manquent dans le type.

Tous les filaments visibles à l'œil nu et récoltés dans la nature représentent la génération gamétophytique macroscopique et haploïde dont nous étudierons les caractères écologiques, morphologiques et cytologiques. La génération codioloïde sporophytique est décrite au cours du déroulement du cycle sexué étudié en culture *in vitro*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. - Lieux de récolte

Les filaments isolés pour les cultures ont été prélevés dans diverses localités des côtes bretonnes, depuis la Baie de Morlaix jusqu'à la presqu'île de Crozon, et tout particulièrement dans les localités suivantes: Beg an Fry (mode battu), Térénez (vasière), Roscoff et Portsall (haut niveau de la zone des marées), le Caro (mode calme), Camaret (mode calme), Trez-Bellec (mode battu).

2. - Techniques de cultures et montages microscopiques

Les cultures unialgales sont effectuées sur lames de verre, dans des boîtes de Pétri stériles en utilisant, soit le milieu de Provasoli, soit le milieu liquide erd-Schreiber-Lösung (E.S.L.) mis au point par SCHREIBER (1924) et modifié par adjonction de FeEDTA, vitamines et oxyde de germanium. Ce milieu, qui convient très bien à l'espèce étudiée, a donné de bons résultats. Les armoires de cultures utilisées ont été maintenues à la température de 10°C, et l'éclaire-

Source MNHN, Paris

ment a été assuré par des tubes lumineux fluorescents du type «lumière du jour» situés à une distance de 30 cm au-dessus des échantillons. Ceux-ci ont été soumis à un flux lumineux de 1500 à 2000 Lux, avec des photopériodes variables par 24 heures : 12 heures de lumière (photopériode neutre), 16 heures de lumière (photopériode de jours longs), 8 heures de lumière (photopériode de jours courts).

Par des variations contrôlées de la longueur du jour, nous avons pu reproduire le cycle complet de l'algue tel qu'il se déroule dans la nature.

Pour les observations microscopiques, cytologiques et caryologiques, le matériel a été fixé dans les fixateurs de Navaschine (SHARMA & SHARMA, 1972) ou de Carnoy, coloré par l'Hématoxyline de Regaud et le propriocarmin ferrique. Les parois ont été observées et étudiées par les méthodes histochimiques classiques de mise en évidence de la cellulose et des composés pectiques. La fuchsine phénique de Ziehl-Nielsen et le violet cristal ont permis de colorer les flagelles des zoïdes.

Les colorations de zygotes ont été effectuées systématiquement au bout de 24 et 48 heures, 3, 5, 10, 20 et 30 jours.

RÉSULTATS

ÉCOLOGIE

Cette variété apparaît chaque année au début du mois de mars et se développe jusqu'aux mois de juin et juillet environ, dans le haut niveau de la zone des marées. Elle se fixe de préférence sur les Fucales et notamment sur le *Fucus vesiculosus* où elle forme des franges de filaments abondants de quelques centimètres de longueur, mais elle peut également recouvrir des substrats divers : rochers, galets, coquilles, pieux. Elle se mêle sur les rochers des hauts niveaux aux *Bangia*, *Porphyra*, *Urospora* et Cyanophycées. Elle est facilement repérable par sa couleur d'un beau vert clair, virant au jaune-vert au moment de la fructification, c'est-à-dire fin mars et début avril. Au cours du mois de mai, elle devient moins abondante, mais continue de se maintenir sur les Fucales jusqu'au début de l'été. Une nouvelle poussée végétative est observée pendant la saison automnale de septembre à novembre. Affectionnant particulièrement les zones calmes que sont les ports, les anses et les baies abritées, cette variété est beaucoup moins remarquable sur les pointes rocheuses exposées. Elle supporte la dessalure des vasières saumâtres, des estuaires et des suintements d'eau douce qui s'écoulent sur certaines plages. Très mésohyaline, elle s'accomode des variations de salinité entre 15 et 35 o/oo environ. Une salinité inférieure à 15 o/oo est néfaste à son développement. C'est aussi une algue très résistante aux fortes dessications, (elle supporte les émersions prolongées des hauts niveaux) cependant que la croissance optimale est obtenue à une température voisine de 10-12°C.

En définitive, par ses conditions de vie, l'*Ulothrix flacca* var. *geniculata* diffère peu de la variété *flacca* et des autres *Ulothrix* marins, mais il se singularise par sa longue période de végétation et sa réapparition, quoique plus discrète, à l'automne.

Source MNHN, Paris

MORPHOLOGIE

Les filaments sont simples, très souvent coudés et de largeur comprise entre 10 et 29µm. En fait, on trouve toujours en mélange des jeunes filaments de 10, 12µm de large, des filaments plus âgés ayant une largeur de 14 à 16µm, et des filaments en fin de croissance mesurant de 16 á 22µm de large. Exceptionnellement, on rencontre des filaments dont la largeur dépasse 25µm (Fig. 1 á 6). Des mesures basées sur 100 filaments montrent que la largeur moyenne est de 17µm pour les cellules des filaments adultes, et de 11µm pour les cellules des filaments jeunes (Fig. 3 et 4). Les cellules sont en général plus larges que longues. Le rapport moyen longueur/largeur des cellules est de 1/3 pour les filaments adultes et de 2/3 pour les filaments jeunes.

Ces filaments portent des ramifications vraies qui sont observées dans tous les prélévements et sont donc retenues comme un caractère morphologique constant de la variété *geniculata* (Fig. 18, 21 et 59). La coalescence des filaments à leur naissance (Fig. 13) (voir plus loin les différents types de développement des spores) et les accolements ultérieurs entre filaments unisériés (Fig. 7, 8, 9, 58 et 62), constituent des caractères spécifiques de l'*Ulothrix flacca* et se retrouvent chez la variété *geniculata*.

Tous les filaments se terminent par une cellule apicale arrondie (Fig. 1 et 2) qui assure la croissance terminale, associée à une croissance intercalaire. Le long des filaments, de fréquents rétrécissements s'observent lors de la dégénérescence de plusieurs cellules consécutives (Fig. 20 et 24).

D'abondants rhizoïdes se développent á différents niveaux de ces filaments. Ce sont successivement de la base au sommet de ceux-ci :

1) des rhizoïdes basaux généralement courts (Fig. 10, 11, 12, 13) et souvent bifides.

2) des rhizoïdes suprabasaux, uni ou pluricellulaires, prenant naissance sur la cellule immédiatement au dessus de la cellule basale (Fig. 11 et 12),

3) des rhizoïdes latéraux, uni ou pluricellulaires, le plus souvent engendrés par les cellules situées au niveau des coudes ou des cassures (Fig. 17, 18 et 19). Ces dernières sont favorisées au niveau des cellules dégénérescentes (Fig. 20 et 24),

4) des rhizoïdes internes qui se forment aussi au niveau des cellules dégénérescentes ou des cassures (Fig. 20, 24 et 25).

Recouverte d'une couche mucilagineuse, facilement mise en évidence par l'encre de Chine ou le bleu de méthylène à 1%, la paroi retient à sa surface des fragments minéraux et des microorganismes qui lui donnent un aspect rugueux. Ondulée, épaisse et parfois même trés épaisse (3 á 6µm d'épaisseur), la paroi est également cassante et se rompt facilement au niveau des coudes et des rétrécissements (Fig. 16 et 22). Elle se laisse souvent pénétrer par les germinations qui se fixent à la surface des filaments, et s'y développent en donnant alors l'illusion d'une ramification (Fig. 49).

On trouve fréquemment les restes de paroi des cellules nécrosées sous forme d'épaississements au niveau des cloisons intercellulaires (Fig. 25).

Source MNHN, Paris

CYTOLOGIE

1. - Le plaste

Chaque cellule contient un chromatophore pariétal en forme d'anneau incomplet, n'occupant très souvent qu'une partie de l'espace cellulaire. De largeur variable, parfois plus large d'un côté, paraissant rejeté latéralement, il demeure distant des cloisons transversales intercellulaires et semble s'épaissir au niveau des pyrénoïdes (Fig. 26 et 62). Les bords de ce plaste sont lobés et il peut contenir, selon la largeur cellulaire, un, deux, trois gros pyrénoïdes, voire même davantage. En général, il y a un seul gros pyrénoïde dans les cellules des jeunes filaments; on en compte deux, l'un très gros et l'autre plus petit, dans les cellules des filaments de taille moyenne; ils sont au nombre de trois, quatre ou plus, dans les cellules âgées très larges. L'enveloppe amylacée qui entoure chaque pyrénoïde est toujours importante; elle apparaît formée de plaques juxtaposées à contours bien visibles (Fig. 26). Colorés à l'hématoxyline ferrique, les pyrénoïdes se montrent formés d'un pyrénosome massif, plus ou moins régulier, évoluant souvent vers une structure étoilée (Fig. 27). Au moment de leur division, particulièrement intense dans les cellules qui se transforment en sporocystes ou en gamétocystes, les pyrénoïdes s'étirent en prenant des formes variées.

Il faut noter que dans certaines grandes cellules, en particulier dans les cellules voisines des coudes ou dans les cellules allongées se transformant en rhizoïdes internes, le plaste peut tapisser tout l'espace cellulaire sous forme d'une plaque pariétale à aspect réticulé, dont les digitations épousent le contour des vacuoles périphériques et n'a plus alors l'aspect typique d'un plaste d'*Ulothrix* (Fig. 26).

2. - Les vacuoles

Elles sont de deux types: une grande vacuole centrale et de nombreuses petites vacuoles périphériques qui sont bien visibles dans le cytoplasme pariétal et se colorent intensément par le rouge neutre et le bleu de crésyl (Fig. 28). Des petits corpuscules animés de mouvements browniens (endochromidies), incolores sur le vivant mais prenant fortement les colorants, peuvent s'observer dans les vacuoles périphériques (Fig. 28).

3. - Les réserves cellulaires

Ce sont essentiellement des grains d'amidon intraplastidiaux colorables par le lugol, très nombreux dans les cellules âgées, et des globules lipidiques colorables par le Soudan, le noir chlorazol et le bleu BZL.

4. - Le noyau

Chaque cellule renferme un noyau unique souvent rejeté latéralement ou vers l'un des pôles, mais quelquefois maintenu au centre de la cellule dans un tractus

Source MNHN, Paris

cytoplasmique médian. Peu distinct sur le vivant, il est bien mis en évidence après fixation et coloration.

A l'état quiescent, il est sphérique ou oblong avec un diamètre compris entre 3 et 5μm. Il renferme un gros nucléole très chromophile et une chromatine diffuse faiblement colorable dont la structure chromocentrique apparaît surtout lorsque le noyau entre en division (Fig. 29). Ces noyaux ne se colorent pas par la réaction nucléale de Feulgen, pourtant très sélective, mais prennent mieux les colorants du type hématoxyline ferrique, hématoxyline chromique (Hansen) ou carmin additionné de fer.

L'activité mitotique est intense dans les jeunes filaments et les mitoses sont très nombreuses au début de la période sombre. Les cellules d'un même filament sont totalement indépendantes les unes des autres en ce qui concerne le déroulement de la division nucléaire que l'on peut résumer ainsi :

- En début de prophase le volume du noyau s'accroît et la chromatine s'organise en chromocentres. A ce stade, le noyau beaucoup plus colorable est plus facile à voir (Fig. 29, 30). La membrane nucléaire semble se désorganiser et le nucléole disparaît. Dès ce moment, la division du ou des pyrénoïdes intervient.

- En métaphase, les chromosomes très petits, de 1 à 2μm, sont visibles et s'organisent en une plaque équatoriale. On peut en dénombrer de huit à dix, le plus souvent neuf: trois très petits ponctiformes, trois moyens et trois plus étirés et courbes (Fig. 29, 30).

- Lors de l'anaphase, les chromosomes migrent le long du fuseau achromatique dont le contour est visible en fin d'anaphase. Aucune formation centrosomienne n'a été décelée (Fig. 30).

- A la télophase, les chromosomes disparaissent, le nucléole réapparaît ainsi que la membrane nucléaire qui entoure chaque noyau-fils. La cytodiérèse intervient immédiatement et suit de très près la division nucléaire (Fig. 30 et 31).

REPRODUCTION

La reproduction est très importante dès que les filaments gamétophytiques, seuls repérables dans la nature, atteignent 18 à 20μm de large, mais elle peut concerner des filaments plus jeunes sous l'action d'un changement de photopériode, de température ou de salinité.

C'est la variation de la photopériode qui a permis d'observer en culture les différents types de reproduction et de boucler le cycle de développement de cette variété.

Nous envisagerons successivement :

1) le cycle de reproduction sexuée,
2) les anomalies de celui-ci,
3) les modalités de la reproduction directe des gamétophytes,
4) les différents types de développement des spores mitotiques et méiotiques.

Source MNHN, Paris

1. - Le cycle de reproduction sexuée

A) Gamétogenèse

CONDITIONS FAVORABLES A LA GAMÉTOGENÈSE

Dans la nature, la gamètogenèse se déroule chaque année du mois d'avril au mois de juin, c'est-à-dire un mois après l'apparition des filaments, moment qui correspond avec la fin de la sporogenèse et coïncide avec l'allongement des jours.

Dans la nature, les filaments gamètophytiques sont contournés, comme c'est le cas chez d'autres espèces d'*Ulothrix* marins. Ils deviennent d'un vert olive soutenu ou vert-jaune clair. Toutes leurs cellules, à l'exception de la cellule basale, peuvent se transformer en gamètocystes.

Sur les individus nés au laboratoire, la gamètogenèse s'installe chaque fois que les cultures sont soumises à une photopériode longue (15 à 16 heures d'éclairement) en demeurant à la température de 10°C. D'une manière générale, au moment du transfert de jours courts en jours longs, une activité sporogène peu intense précède immédiatement la gamètogenèse très importante. C'est la raison pour laquelle, aussi bien dans la nature qu'en culture, au moment où commence la gamètogenèse, les filaments portent des sporocystes et continuent d'en produire.

FORMATION DES GAMÉTOCYSTES ET DES GAMETES

Les jeunes gamètocystes ont sensiblement le même diamètre (18 à 25μm) que les cellules stériles; mais ils s'arrondissent de plus en plus en approchant de la maturité, tandis qu'à leur niveau la paroi du filament prend un aspect légèrement ondulé (Fig. 33). Dans chaque gamètocyste, selon sa taille, le nombre de gamètes (12 à 32 et souvent davantage) est variable et difficile à évaluer.

Les gamètes sont groupés à l'intérieur d'une vésicule cytoplasmique émise par une ouverture latérale du gamètocyste et résultant d'une gélification de la paroi (Fig. 34 et 60). Les vésicules libérées tournoient dans le milieu ambiant tandis qu'à l'intérieur, les nombreux gamètes commencent à s'agiter par à coups. En plus des zoïdes, les vésicules contiennent la vacuole centrale persistante et de petites vacuoles périphériques très colorables. Elles finissent par se rompre en expulsant les gamètes (Fig. 35) qui nagent aussitôt très rapidement et d'une manière saccadée. Leur phototactisme étant positif, leur émission en très grand nombre provoque la formation d'une frange verte sur les bords des cristallisoirs ou boites de Pétri exposés à la lumière.

De petite taille, les gamètes mesurent 4 à 6μm de long sur 3μm de large, possèdent un plaste pariétal postérieur muni d'un pyrénoïde et d'un stigma rouge en position médiane et latérale. Leur partie antérieure incolore, renferme des petits globules lipidiques et possède une petite papille sur laquelle s'insèrent deux longs flagelles (Fig. 35).

Les colorations nucléaires mettent en évidence un noyau plutôt petit, peu colorable, situé à proximité du plaste en position centrale ou parfois latérale.

Source MNHN, Paris

Après un long moment de nage frénétique la plupart des gamètes s'accrochent par leurs flagelles, s'accolent par leur papille, et finalement fusionnent brusquement par isogamie latérale (Fig. 35, 61). Isolés en goutte pendante, les gamètes d'un même filament peuvent copuler entre eux; c'est donc une variété monoïque.

Cependant, tous les gamètes ne fusionnent pas. Les gamètes demeurés solitaires meurent pour la plupart, mais quelques uns réussissent à germer parthénogénétiquement. Nous envisagerons plus loin le comportement de ces gamètes parthénogénétiques.

LES ZYGOTES

Peu après la gamie, les planozygotes à quatre flagelles et à stigma très visibles, deviennent phototactiquement négatifs. Ils nagent peu, se fixent très rapidement après avoir effectué quelques mouvements tournoyants et saccadés. Dès qu'ils sont fixés, ils contractent leurs flagelles qui tombent immédiatement, un à un ou plus rarement par deux, munis de leur corpuscule basal (Fig. 35).

Les zygotes fixés s'entourent aussitôt d'une paroi bien visible. Ils mesurent 5μm environ de diamètre, gardent longtemps leurs deux stigmas, sont pourvus d'un plaste pariétal muni de deux pyrénoïdes et de grains d'amidon. De plus, ils renferment des petites gouttelettes lipidiques, et des vacuoles périphériques colorables au rouge neutre (Fig. 36).

Des fixations et colorations nucléaires ont été faites à intervalles réguliers sur le très grand nombre de zygotes obtenus au laboratoire. De cette façon le comportement des noyaux a été suivi jusqu'au moment où la paroi des zygotes devenant très épaisse et leur contenu très chargé de réserves, l'observation nucléaire est rendue plus difficile.

Il faut noter tout d'abord que le moment de la caryogamie est très variable; ou bien il est précoce et suit rapidement la plasmogamie, ou bien il est tardif et n'a lieu qu'au bout de 48 heures, voire davantage après la formation du zygote (Fig. 37).

Dans un nombre de cas non négligeable, il arrive que la fusion des noyaux ne se produise pas, et les cultures de trois à dix jours et plus, renferment toujours des zygotes non caryogamiques à deux noyaux (Fig. 37 et 47). Nous reviendrons ultérieurement sur leur comportement.

Les zygotes à caryogamie normale qui sont les plus nombreux évoluent en sporophytes unicellulaires, dans les 48 heures qui suivent la fusion des gamètes.

ÉVOLUTION DES ZYGOTES EN SPOROPHYTES CODIOLOIDES

Après avoir augmenté de volume, les zygotes, dont la paroi s'est épaissie, s'allongent et émettent au bout de quelques jours une protubérance dans laquelle migre le contenu cellulaire (Fig. 38). Au pôle antérieur renflé et plus ou moins cylindrique, se localisent le plaste pariétal très vert, les pyrénoïdes, les substances de réserve et parfois un stigma encore persistant. Au pôle postérieur incolore, se développe un véritable petit stipe plissé et contourné (Fig. 38).

Source MNHN, Paris

Aprés un mois en culture, les zygotes sont devenus des *Codiolum* de 15µm de diamétre et parfois davantage. Ils ne cessent de s'accroître jusqu'à atteindre un diamètre de 15 á 18µm. Leur paroi devient très épaisse et leur contenu extrêmement dense. Leur plaste pariétal possède plusieurs pyrénoïdes et un grand nombre d'enclaves amylacées ainsi que des réserves lipidiques. Les stigmas ont maintenant complètement disparu (Fig. 39). Parvenus à ce stade, certains *Codiolum* peuvent résorber leur stipe et prendre un aspect pyriforme ou franchement coccoïde, mais beaucoup conservent leur stipe plissé (Fig. 39).

Si les conditions de culture ne sont pas modifiées (éclairement de jours longs, température de 10°C) les *Codiolum* peuvent subsister ainsi pendant plusieurs mois; ils atteignent un développement végétatif maximum, puis demeurent stationnaires.

B) Sporulation des sporophytes

ZOOSPORES MÉIOTIQUES

Si les *Codiolum* ayant atteint leur maturité sont soumis à des conditions de jours courts (8 heures de lumiére par 24 heures) leur contenu entier se segmente en territoires de taille variable, jusqu'á former huit á seize zoospores bien visibles grâce à leur stigma (Fig. 40). La paroi des *Codiolum* qui ne tarde pas à se gélifier, soit au sommet soit latéralement, finit par se rompre. Les zoospores sont émises toutes ensemble á l'intérieur d'une enveloppe hyaline qui se déchire très rapidement (Fig. 40).

Les zoospores libérées mesurent 6 à 8µm de long sur 4 à 6µm de large. Elles sont ovoïdes, présentent un plaste pariétal et postérieur pourvu d'un pyrénoïde et de grains d'amidon. Elles possèdent des réserves lipidiques, un stigma latéral, et une papille flagellifére antérieure peu marquée au niveau de laquelle sont insérés quatre flagelles (Fig. 41). Leur nage est moins rapide que celle des spores directes quadriflagellées émises par les filaments gamétophytiques. Elles ne semblent pas phototactiquement positives, et aprés une nage peu active se fixent, en perdant leurs flagelles, le plus souvent à proximité des enveloppes vidées des *Codiolum* (Fig. 41).

Elles germent immédiatement en s'allongeant, en se divisant selon le processus classique et en donnant naissance aux gamétophytes qui bouclent le cycle sexué. Il arrive que ces zoospores sporophytiques, de la même maniére que les zoospores gamétophytiques, demeurent à l'intérieur de leur sporocyste et se développent *in situ* en filaments érigés. On observe ainsi, dans les cultures, des petits bouquets de six á seize filaments, á la base desquels on peut encore reconnaître le stipe d'un *Codiolum*.

Les fixations et colorations nucléaires faites sur les *Codiolum* âgés peu avant leur sporulation ont donné de médiocres résultats. L'épaisseur de la paroi et la densité du cytoplasme rendent difficile l'observation du noyau et des différentes phases de sa division. Mais, les filaments végétatifs issus des zoospores (Fig. 32) possédent un stock chromosomique toujours voisin de celui déjà évalué sur les filaments gamétophytiques récoltés dans la nature c'est-à-dire environ neuf chromosomes. Le noyau des zygotes vrais étant nécessairement

Source MNHN, Paris

diploïde, il est possible d'affirmer, sans même avoir suivi son déroulement, que la méiose a lieu dans les sporophytes codioloïdes au moment de la formation des zoospores. Tous les filaments végétatifs gamétophytiques sont donc caractérisés par un stock chromosomiques haploïde ($n \simeq 9$ chromosomes). Toute la génération sporophytique depuis la caryogamie jusqu'à la sporulation est diploïde, et on peut lui attribuer un nombre $2n \simeq 18$ chromosomes.

APLANOSPORES MÉIOTIQUES (FIG. 42)

Parfois, les spores nées dans les *Codiolum* demeurent à l'état d'aplanospores qui demeurent groupées en pseudodisques et se divisent sur place pour donner chacune un filament dressé bien vert.

Cette modalité de sporulation qui exclut le stade monadoïde, est obtenue surtout lorsque les cultures sont soumises à une température supérieure à 10-12°C, en photopériode de jours longs, ou encore maintenues dans un milieu nutritif non renouvelé et donc appauvri.

Il faut mentionner que dans les conditions naturelles on peut recueillir sur les Fucales des pseudodisques tout à fait semblables à ceux que constituent les aplanospores développées *in situ*. Placés en culture, ces pseudodisques donnent naissance, par le jeu de divisions cellulaires perpendiculaires au substrat, à des filaments érigés possédant les caractères des gamétophytes. Cette variante du mode de développement des *Codiolum* existe donc également dans la nature, tout au moins en Bretagne.

En définitive, on peut affirmer que la formation de zoospores dans les sporophytes codioloïdes, exigent un milieu de culture riche, des conditions de températures idéales (10-12°C), et un passage obligatoire de jours longs en jours courts. Tout autre condition externe, ou bien bloque la sporulation des sporophytes, ou bien provoque la formation d'aplanospores.

2. - Anomalies du cycle sexué contribuant à la reproduction directe

A) Développement des gamètes parthénogénétiques

Il existe toujours quelques gamètes, peu nombreux, qui, n'ayant pas copulé, se fixent, perdent leurs deux flagelles et parviennent à se développer (Fig. 43, 44 et 45).

Ces gamètes qui sont très petits et mesurent environ 4 à 6µm de long sur 3µm de large, commencent par augmenter de volume. Puis le plaste pourvu d'un pyrénoïde et d'un stigma encore visible migre dans une protubérance antérieure tandis que le pôle postérieur incolore s'allonge en un stipe court. Ainsi, comme les zygotes vrais, les gamètes parthénogénétiques engendrent des stades codioloïdes. Mais d'une part, ils sont plus fragiles et un grand nombre dégénère et meurt, d'autre part ils se développent beaucoup plus lentement pour atteindre en définitive une taille plus réduite (10 à 15µm de diamètre au bout d'un mois). Si les conditions de culture demeurent inchangées (jours longs de 16 heures par 24 heures, température de 10°C) ils peuvent survivre

Source MNHN, Paris

ainsi plusieurs mois. Soumis à une photopériode de jours courts (8 heures de lumière par 24 heures) et à la même température, ils se comportent comme les *Codiolum* issus des zygotes et fragmentent leur contenu en 2,4 et 6 aplanospores qui engendrent sur place des plantules filamenteuses (Fig. 45).

B) Développement des zygotes non caryogamiques ou faux zygotes

Nous avons vu que parmi les nombreux zygotes étudiés, il en est toujours un certain nombre où, bien longtemps après la gamie, les colorations nucléaires révélent la persistance des deux noyaux provenant des deux gamètes.

Le comportement de ces zygotes apogamiques est particulier. Stationnaires pendant la première semaine de culture et parfois davantage, ils augmentent ensuite de volume tandis que leur paroi s'épaissit légèrement. Ils ont alors une forme plus ou moins sphérique, renferment en plus des deux noyaux, un plaste pariétal pourvu de deux pyrénoïdes, de grains d'amidon et deux stigmas toujours bien visibles (Fig. 46). Au bout de douze à quinze jours de culture, ces zygotes binucléés s'allongent beaucoup, leur plaste s'étire, et leurs deux stigmas disparaissent. Ils ne forment pas de stipe, ne se renflent pas en ampoule et, dés ce stade, ils se distinguent nettement des zygotes normaux qui ont déjà évolué en sporophytes codioloïdes. Les colorations nucléaires effectuées à ce stade révélent la persistance des deux noyaux (Fig. 47 a).

Lorsqu'ils atteignent 20 à 30µm de longueur, les faux zygotes se divisent en deux par un premier cloisonnement transversal qui sépare les deux noyaux. Les cellules ainsi formées renferment donc chacune un noyau d'origine différente (Fig. 47 b). L'une d'elle évolue en formant un rhizoïde d'abord unicellulaire puis souvent pluricellulaire, l'autre donne naissance par divisions successives à un filament érigé (Fig. 47 c). C'est pourquoi dans les cultures, aprés la fécondation des gamètes, des plantules filamenteuses (issues des faux zygotes) voisinent toujours avec des sporophytes codioloïdes (issus des zygotes vrais).

Cette reproduction accessoire par développement de faux zygotes est loin d'être négligeable, et nous avons déjà signalé sa présence chez d'autres *Ulothrix* marins (BERGER-PERROT, 1968, 1970). Grâce aux preuves caryologiques dont nous disposons maintenant, nous savons que les cycles isomorphes précédemment observés sont une déviation de la reproduction sexuée, et résultent du développement direct de ces zygotes non caryogamiques en thalles filamenteux.

Chez l'*Ulothrix flacca* v. *geniculata* nous avons suivi le développement des filaments issus des zygotes apocaryogamiques; leurs caractères morphologiques et cytologiques sont semblables á ceux des gamétophytes du cycle sexué mais, contrairement à ceux-ci, ils n'ont pas donné de gamétes. Jusqu'à présent, nous n'avons obtenu que des zoospores directes quadriflagellées.

Source MNHN, Paris

3. - Modalités de reproduction directe des gamétophytes

A) Les zoospores directes

CONDITIONS FAVORABLES A LEUR FORMATION

Toutes les zoospores directes sont quadriflagellées et se développent en filaments végétatifs identiques à ceux qui leur ont donné naissance. Cette sporogénèse est stimulée dans des conditions de photopériode courte (8 à 10 heures de lumière par 24 heures environ). C'est pourquoi dans la nature elle est très importante au début du printemps quand l'algue apparaît. Mais il est également possible de provoquer la sporogenèse chaque fois que l'on modifie, dans quelque sens que ce soit, le régime photopériodique, ou encore sous l'effet d'un choc thermique. A l'exception de la cellule basale, tous les articles des filaments sont capables de se transformer en sporocystes.

Ces sporocystes de couleur bien verte, légèrement plus jaune à maturité, ont la même forme que les cellules végétatives; ils sont cependant un peu plus arrondis au moment de leur maturité et mesurent couramment 18 à 25μm de diamètre sur 5 à 20μm de hauteur (Fig. 48). Il peuvent contenir selon leur taille de 8 à 16 zoospores. Ces zoospores sont émises toutes ensemble à l'intérieur d'une vésicule cytoplasmique qui renferme, en plus des zoïdes, la vacuole centrale et les vacuoles périphériques. Cette vésicule est expulsée du sporocyste par une ouverture latérale résultant d'une simple gélification de la paroi (Fig. 48). Ces petites vésicules remplies de spores tournoient un certain temps dans le milieu ambiant, tandis que les spores elles-mêmes commencent à s'agiter à l'intérieur. Les vésicules finissent par se rompre, les zoospores sont libérées et se mettent à nager très rapidement. Certaines se libèrent avec quelques difficultés, d'autres peuvent rester accolées un certain temps par leurs flagelles. Elles se caractérisent par un phototactisme positif.

Chaque zoospore est pyriforme, mesure 6 à 10μm de longueur sur 8μm de largeur et possède une papille flagellifère antérieure peu marquée d'où partent quatre flagelles. Dans la partie postérieure, se trouve un chloroplaste en forme de coupe muni d'un pyrénoïde et de grains d'amidon. Un stigma rouge orangé souvent réniforme se situe latéralement dans la partie médiane du plaste. Dans la partie antérieure incolore, on peut voir des globules de réserves lipidiques (Fig. 18 a).

La sporogenèse qui se prolonge longuement dans la nature, est caractérisée à certaines époques (en particulier à la fin du printemps et lors de la réapparition automnale de la variété) par une remarquable hétérosporie. Le même phénomène est provoqué dans les cultures, en jours longs et sous une température comprise entre 12 et 18°C.

HÉTÉROSPORIE

A côté de macrozoospores correspondant à la description donnée ci-dessus se développent, sur les mêmes filaments et dans des sporocystes semblables, des microzoospores mesurant 4 à 6μm de long sur 5μm de large et munies de

Source MNHN, Paris

quatre flagelles (Fig. 48 b). Par leur couleur plus verte, leurs quatre flagelles et leur développement direct en filaments, ces microzoospores ne peuvent se confondre avec les gamètes.

ÉMISSION ET FIXATION DES ZOOSPORES DIRECTES

Une fois émises, les zoospores ont toutes, quelle que soit leur taille, le même comportement; elles nagent longtemps, se collent au substrat par leur pôle antérieur en tournoyant, s'arrondissent et finissent par se fixer. Instantanément, les quatre flagelles se détachent, muni chacun d'un corpuscule de base (Fig. 48 a et b). Les spores utilisent souvent comme substrat le filament qui les a engendrées. Les jeunes plantules dont le rhizoïde basal pénètre à l'intérieur de la paroi du filament, simulent alors une ramification (Fig. 49).

Très souvent enfin les zoospores ne sont pas émises, mais demeurent à l'intérieur des sporocystes. Les petites touffes de filaments auxquels elles donnent naissance émergent de place en place à la surface des sporocystes (Fig. 49). Ce développement *in situ* des spores est surtout fréquent en fin de sporogenèse.

Nous verrons plus loin que les zoospores directes se caractérisent par la diversité de leurs modes de développement.

B) Les aplanospores

Lorsque les conditions sont moins favorables, les sporocystes engendrent seulement des aplanospores. Libérées ou non, elles germent en donnant naissance à des filaments végétatifs identiques à ceux que donnent les zoospores (Fig. 49).

En culture, un grand nombre d'aplanospores peut être obtenu sous l'effet d'une prolongation des conditions de jours longs, de températures trop élevées, d'un appauvrissement du milieu non renouvelé, d'une dessalure en deçà de 15 o/oo.

Les colorations nucléaires faites sur les filaments gamétophytiques au cours de la sporogenèse démontrent l'intense activité mitotique des noyaux. Aucune méiose n'intervient au moment de la formation des zoospores ou des aplanospores, et les filaments qu'elles ont donné en culture renferment un stock chromosomique semblable à celui des filaments gamétophytiques initiaux ($n \simeq 9$).

C) Les propagules

Ce sont des cellules à contenu dense et à paroi épaissie qui sont libérées, entourées de leur paroi cellulaire.

Au niveau des coudes qui se forment naturellement sur le trajet des filaments, et aux deux extrémités libres des filaments brisés, les cellules peuvent s'isoler et fonctionner comme des propagules unicellulaires qui redonnent immédiatement naissance à des filaments érigés (Fig. 53). D'autre part, des cellules intercalaires quelconques peuvent se cloisonner sans orientations privilégiées en

Source MNHN, Paris

cellules de petite taille, inégales et de forme irrégulière qui sont libérées et se comportent comme des propagules unicellulaires (Fig. 54).

D) Les boutures

Après la sporogenèse ou la gamétogenèse, entre deux sporocystes ou gamétocystes vides, des fragments de filament, de quatre à dix cellules peuvent demeurer végétatifs et finalement s'isoler et fonctionner comme des **boutures pluricellulaires** (= thallospores) à l'origine de nouvelles plantes (Fig. 55, 56). La fragmentation des filaments est également fréquente en condition de dessalure et lorsque le milieu de culture s'épuise (Fig. 57).

Les filaments des gamétophytes adultes obtenus en culture par le fonctionnement de la reproduction directe atteignent une largeur de 10 à 29µm, et présentent tous les caractères morphologiques (coudes, rhizoïdes latéraux, ramifications vraies, accolements entre filaments) de la variété. Néanmoins, les accolements entre deux ou plusieurs filaments nés de spores différentes sont plus rares en culture que dans la nature car la paroi des filaments est moins rugueuse et d'aspect plus régulier.

4. - Modalités de développement des spores

A) Modes de développement des spores directes

Trois modes de développement sont possibles pour les spores directes :

LE MODE DRESSÉ BIPOLAIRE

C'est le mode le plus fréquent. Les spores s'allongent et émettent une protubérance presque incolore correspondant au futur rhizoïde basal, tandis que la partie antérieure très chlorophyllienne augmente de volume et donne naissance par cloisonnements successifs au jeune filament dressé (Fig. 50). Le premier cloisonnement cellulaire est parallèle au substrat et a lieu au bout d'une semaine. Quatre semaines plus tard, les jeunes plantules comptent plusieurs cellules mesurant de 10 à 12µm de large et dont les caractères cytologiques sont identiques à ceux des cellules gamétophytiques adultes. Le chloroplaste est muni d'un gros pyrénoïde et n'occupe pas tout l'espace cellulaire (Fig. 50). Le rhizoïde basal, souvent entouré d'une mince couche mucilagineuse, peut être simple au début de son développement, puis devenir bifide et enfin pluricellulaire. Les cellules de ce rhizoïde primaire, très chlorophyliennes, émettent à leur tour des rhizoïdes secondaires. La cellule suprabasale du filament dressé émet toujours, elle aussi, un rhizoïde et contribue à donner à l'appareil de fixation une apparence complexe.

LE MODE COALESCENT

Il résulte du fait que le premier cloisonnement de la spore est perpendiculaire au substrat, et que les deux cellules-filles ainsi formées se cloisonnent

Source MNHN, Paris

simultanément en donnant une structure polystique à deux filaments jumeaux et coalescents (Fig. 51). Cette coalescence qui s'interrompt par la suite est de nature tout à fait différente des accolements qui peuvent intervenir ultérieurement sur le trajet des filaments (Fig. 7, 8, 9, 58 et 62).

LE MODE HÉTÉROTRICHE

Les premiers cloisonnements de la spore, perpendiculaires au substrat, aboutissent à la formation d'un filament prostré qui devient le point de départ d'un véritable thalle rampant, sur lequel prennent naissance plusieurs filaments dressés, accolés ou non. L'ensemble constitue un véritable nématothalle hétérotriche (Fig. 52).

B) Modes de développement des autres catégories de spores

LES ZOOSPORES MÉIOTIQUES

Elles sont engendrées par le sporophyte codioloïde et sont toujours émises au voisinage immédiat du *Codiolum*. Elles germent immédiatement, le plus souvent selon le mode bipolaire mais quelquefois aussi selon le mode hétérotriche.

LES APLANOSPORES MITOTIQUE ET MÉIOTIQUES

Les aplanospores mitotiques sont celles engendrées par les filaments gamétophytiques. En général, elles se développent *in situ* dans les sporocystes. Leur regroupement donne parfois l'apparence d'un mode hétérotriche, mais en réalité elles germent toujours selon le mode bipolaire. On n'a jamais observé le mode coalescent, mais les filaments dressés des jeunes plantules peuvent s'accoler ultérieurement.

Les aplanospores méiotiques qui sont engendrés par les sporophytes ont le même comportement que les aplanospores mitotiques. On observe souvent, à l'intérieur de l'enveloppe dilatée du sporophyte, le bouquet de plantules issues du développement bipolaire des aplanospores demeurées *in situ*.

DISCUSSION

L'*Ulothrix flacca* v. *geniculata* des côtes de Bretagne est bien caractérisé par sa morphologie, par les modalités de sa reproducion et par les relations particulières entre celles-ci et les conditions écologiques.

1. - Influence des facteurs du milieu

Le cycle de développement est digénétique hétéromorphe, haplophasique, avec reproduction directe des gamétophytes par zoospores, ce qui est le cas général dans le genre *Ulothrix*. Les facteurs prépondérants du milieu (photopériode et température) régissent habituellement la périodicité d'apparition

Source MNHN, Paris

et le déclenchement de la fertilité chez les deux générations alternantes du cycle des *Ulothrix*. Or le cycle de vie de la variété *geniculata* est moins strictement soumis à l'influence de ces facteurs que celui des autres variétés d'*Ulothrix flacca*, et des autres espèces d'*Ulothrix*.

Ainsi, chez la majorité des *Ulothrix*, les gamétophytes filamenteux haploïdes qui apparaissent dans la nature à la fin de l'hiver ou au début du printemps, se reproduisent pendant un ou deux mois au maximum par zoospores directes et leur vie très courte s'achève en même temps que la gamétogenèse. Chez la variété *geniculata*, les filaments gamétophytiques apparaissent début mars, commencent à se reproduire fin mars à l'aide de spores directes quadriflagellées, et continuent de se reproduire ainsi durant plusieurs mois. Ils se maintiennent dans la nature jusqu'au mois de juillet, disparaissent alors pour réapparaître à l'automne, et se reproduire à nouveau par zoospores directes de septembre à fin novembre. La sporogenèse précède la gamétogenèse, l'accompagne, lui succède, et si la température n'excède pas 15°C sous un régime photopériodique de 8 à 16 heures de lumière par 24 heures, cette sporogenèse se poursuit aussi bien dans la nature qu'au laboratoire.

Comme chez la plupart des *Ulothrix* marins (LOKHORST, 1978), l'influence du facteur salinité sur la reproduction de l'*Ulothrix flacca* v. *geniculata* n'est pas négligeable. Bien que très euryhaline, cette variété se développe moins bien lorsque la chlorinité est inférieure à 15 o/oo; les filaments sont alors plus étroits (leur largeur est inférieure à 20µm) et la reproduction sexuée est inhibée ainsi que toute reproduction par spores mobiles. En revanche, comme chez d'autres espèces, la dessalure est favorable à la production massive d'aplanospores émises ou non, de propagules unicellulaires, de boutures pluricellulaires qui assurent la reproduction directe des gamétophytes.

2. - Hétérosporie

Chez la variété *geniculata*, contrairement au cas général, à la période de gamétogenèse succède une sporogenèse que caractérise l'hétérosporie. Celle-ci est particulièrement fréquente dans la nature de juin à juillet et de septembre à novembre. Elle apparaît en culture sur des thalles gamétophytiques soumis à une photopériode longue (12 à 16 heures de lumière par 24 heures) sous une température variant de 12 à 18°C.

Jusqu'à présent, seul l'*Ulothrix zonata* (Weber et Mohr) Kützing, commun en eau douce, était caractérisé par l'existence de 2 types de zoospores, macro- et microzoospores. Les premières observations dues à KLEBS (1896) et PASCHER (1907) ont été récemment confirmées par LOKHORST et VROMAN (1974) sur l'espèce des Pays-Bas où le phénomène paraît exceptionnel. Notre travail sur les côtes bretonnes met en évidence, pour la première fois, l'existence d'une hétérosporie chez un *Ulothrix* marin et permet d'associer son apparition à l'influence de certains facteurs externes (jours longs, 12-18°C) sur des thalles parvenus à un certain stade de leur évolution physiologique (fin de la gamétogenèse).

Source MNHN, Paris

Il faut noter qu'une hétérosporie complexe a été signalée chez d'autres Chlorophycées, et en particulier chez les Chaetophorales du genre *Stigeoclonium* (PASCHER, 1905; ISLAM, 1963). Dans ce dernier cas, les macrozoospores quadriflagellées peuvent avoir deux comportements: ou bien elles fonctionnent comme des spores directes en donnant des gamétophytes filamenteux, ou bien elles se comportent comme des gamètes en copulant et en donnant naissance à des zygotes qui s'enkystent (GODWARD, 1942).

Chez l'*Ulothrix flacca* v. *geniculata*, les zoïdes quadriflagellés ont tous le même comportement, celui de zoospores directes. Seuls les zoïdes biflagellés que nous interprétons comme des gamètes peuvent se comporter, soit comme gamètes copulant producteurs de zygotes, soit comme gamètes parthénogénétiques qui, sans fécondation, se comportent comme des zygotes. Les uns et les autres se développent sur le même mode codioloïde. Ce sont toutefois des zoïdes bi- ou quadriflagellés qui sont appelés microzoospores par KLEBS (1896) et PASCHER (1907) et sont interprétés comme des formes intermédiaires entre les gamètes et les zoospores. Ces zoïdes engendrent directement des thalles filamenteux chez *U. zonata* (DODEL, 1876; KLEBS, 1896; LIND, 1932; LOKHORST, 1974). HYGEN (1948) rapporte le développement direct de gamètes parthénogénétiques en filaments et non en *Codiolum*, chez *U. flacca* (Dillwyn) Thuret soumis à une photopériode de jours courts. Nos recherches expérimentales ne nous permettent pas de confirmer ce fait. Cependant, il faut signaler l'existence, chez d'autres espèces d'*Ulothrix*, de zoïdes biflagellés fonctionnant comme spores directes. Chez *U. subflaccida* par exemple, ils sont fréquents en automne et de plus grande taille que les gamètes qui eux se développent surtout au printemps.

Quoi qu'il en soit, deux mêmes idées se dégagent de toutes ces observations :

1) l'hétérosporogenèse apparaît comme un phénomène intermédiaire entre la sporogenèse normale (productrice de macrozoospores quadriflagellées) et la gamétogenèse (productrice de gamètes biflagellés ayant la taille de microzoospores);

2) elle semble se manifester lorsque les facteurs internes et externes deviennent défavorables à la fois à la sporogenèse normale et à la gamétogenèse qui sont alors réprimées (KLEBS, 1896; LOKHORST, 1974).

3. - Aplanospores

De même nos résultats permettent de penser que la formation d'aplanospores est associée aux conditions de moins en moins favorables à la sporulation.

C'est probablement dans un type extrême d'aplanospores qu'ils faut ranger les hypnospores décrites par BULLOCK (1978) chez l'*Ulothrix zonata*. Ces spores qui abandonnent un cytoplasme résiduel, s'entourent d'une paroi épaisse et commencent leur développement à l'intérieur du sporocyste, sont néanmoins à germination immédiate. Mais elles sont apparues sous l'effet de facteurs (lumière et température) néfastes, selon nous, à la sporogenèse normale.

Source MNHN, Paris

Chez l'*Ulothrix flacca* nous n'avons pas observé d'akinètes vrais, alors qu'ils existent chez d'autres espèces, *U. implexa*, *U. subflaccida*, *U. zonata*...

4. - Zygotes apocaryogamiques

L'*Ulothrix flacca* v. *geniculata* nous a permis d'étudier un phénomène très peu connu et original: le développement direct, en thalles filamenteux, de faux zygotes dans lesquels la plasmogamie n'est pas suivie de caryogamie.

Dès 1968, nous avons noté que dans les populations d'*Ulothrix flacca* localisées au niveau du littoral supérieur, les zygotes, au lieu d'engendrer des thalles unicellulaires codioloïdes, donnent naissance à de nouveaux thalles filamenteux (PERROT, 1968). En 1970, nous faisions une observation semblable chez l'*U. subflaccida* (PERROT, 1970). Ainsi que l'ont démontré les contrôles caryologiques effectués par la suite, il s'agit dans ces deux derniers cas du développement de zygotes apocaryogamiques, de la même façon que chez l'*U. flacca* v. *geniculata*.

C'est S. JÓNSSON (1964) qui a découvert pour la première fois de tels zygotes chez les Chlorophycées marines du genre *Acrosiphonia*, où selon les espèces ils se comportent de deux manières: ou bien ils se développent directement en thalles filamenteux, chez *A. spinescens* (Kützing) Kjellmann de Roscoff, et *A. arcta* (Dillwyn) Ag. d'Héligoland, ou bien ils donnent naissance à une génération codioloïde, chez *Acrosiphonia sonderi* (Kützing) Kornmann, d'Islande. Ayant étudié de façon approfondie ce mode de reproduction aussi bien sur les côtes françaises qu'islandaises, S. JÓNSSON pense qu'il est à l'origine de l'isolement de races géographiques asexuées. Chez *Ulothrix flacca* v. *geniculata* nous avons suivi en culture les thalles filamenteux engendrés par les faux zygotes. Jusqu'à présent et quelque soit le régime photopériodique, ils n'ont donné que des zoospores directes quadriflagellées de taille normale. Il serait intéressant de suivre les générations issues de cette lignée asexuée et de contrôler le caractère réversible ou non de la perte de sexualité.

JÓNSSON (*loc. cit.*) pose également le problème de savoir si l'inhibition de la caryogamie est liée à la suppression d'un gène responsable de ce mécanisme. En ce qui concerne la variété étudiée ici, on peut seulement noter que la formation des faux zygotes est fréquente au début et surtout à la fin de la période de gamétogenèse, comme si ce phénomène était associé à un état physiologique particulier (manque de maturité ou sénescence des gamètes). Cette question mériterait une étude plus approfondie.

En raison de sa grande tolérance écologique et des diverses modalités de reproduction accessoire qui s'ajoutent à son cycle sexué, l'*Ulothrix flacca* v. *geniculata* est très abondant sur les côtes de Bretagne, dans différentes localités, et pendant la plus grande partie de l'année. Il peut être considéré comme un matériel expérimental favorable dans le cadre de recherches écophysiologiques.

Source MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

BERGER-PERROT, Y., 1980 — L'*Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret (Chlorophycée, Ulotrichale) et son polymorphisme. *Cryptogamie, Algologie* 1, 3 : 229-248.

BULLOCK, K.W., 1978 — Observations on hypnospores in *Ulothrix zonata* (Chlorophyceae). *Can. J. Bot.* 56 : 1660-1664.

DODEL, A., 1876 — *Ulothrix zonata*. Ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. *Jahrb. Wiss Bot.* 10: 417-550.

GODWARD, M., 1942 — The life-cycle of *Stigeoclonium amoenum* Kütz. *The new phytologist* 41 : 293-301.

HYGEN, G., 1948 — Fotoperiodiske reaksjoner hos alger. *Blyttia* 6 : 1-6.

ISLAM, A.K.M.N., 1963 — A revision of the genus *Stigeoclonium*. *Bei Nova Hedwigia* 10: 1-164.

JÓNSSON, S., 1964 — Existence d'une caryogamie facultative chez l'*Acrosiphonia spinescens* (Kütz.) Kjellm. *C. r. Acad. Sc.* Paris, 258 : 6207-6209.

KLEBS, G., 1896 — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.

LIND, E.M., 1932 — A contribution to the life-history and cytology of two species of *Ulothrix*. *Ann. Bot.* 46: 711-725.

LOKHORST, G.M., 1974 — Taxonomic study on the freshwater species of *Ulothrix* in the Netherlands. Thesis. Amsterdam.

LOKHORST, G.M., 1978 — Taxonomic studies on the marine and brackish water species of *Ulothrix* (Ulotrichales, Chlorophyceae) in Western Europe. *Blumea* 24, 2 : 191-264.

LOKHORST, G.M. & VROMAN, M., 1974 — Taxonomic studies of the genus *Ulothrix* (Ulothrichales, Chlorophyceae) III. *Acta Bot. Neerl.* 23: 561-602.

PASCHER, A., 1905 — Zur Kenntnis der geschlechtlichen Fortpflanzung bei *Stigeoclonium sp. (fasciculare)*. *Flora* 95, Erg. Bd.: 95-107.

PASCHER, A., 1907 — Studien über die Schwarmer einiger Süsswasseralgen. *Biblioth. Bot* 67: 1-116.

PERROT, Y., 1968 — Sur le cycle de deux formes d'*Ulothrix flacca* (Dillw.) Thuret de la région de Roscoff. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 266: 1953-1955.

PERROT, Y., 1970 — Sur la spécificité et le cycle de l'*Ulothrix subflaccida* (Wille) des côtes françaises. *C R. Acad. Sc.*, Paris, 270 : 932-933.

SCHREIBER, E., 1924 — Die reinkultur von marinen phytoplankton und der bedeutung für die erforschung der produktionsfähigkeit der meerwassers. *Wiss. Meeresunters., Helgoland* 16, 10 : 1-33.

SHARMA, A.K. & SHARMA, A., 1965 — Chromosome techniques. Theory and Practise. Butterworths ed., London.

Source MNHN, Paris

LÉGENDES DES FIGURES

Fig. 1 à 13: Morphologie de l'*Ulothrix flacca* var *geniculata*. — 1 à 6: variations de largeur des filaments gamétophytiques provenant d'une même population. 1 et 3: jeunes filaments, de 10 à 12µm de large; 1 et 2: cellule apicale arrondie; 4 et 5: filaments de largeur moyenne (14 à 16µm); 2 et 6: filaments adultes, de 16 à 25µm de large. 7-8-9: accolement entre deux filaments au cours de leur trajet. 10-11-12-13: différents types de rhizoïdes basaux. 10: rhizoïde basal simple; 11: rhizoïde basal bifide accompagné d'un rhizoïde suprabasal unicellulaire; 12: rhizoïde basal simple accompagné d'un rhizoïde suprabasal pluricellulaire; 13: rhizoïde basal de type coalescent. L'échelle est valable pour toutes les figures.

Fig. 14 à 25: Morphologie de l'*Ulothrix flacca* var. *geniculata* — 14-15-16-22: filaments coudés, et formation de propagules unicellulaires au niveau des coudes. 17-18-19: filaments à rhizoïdes latéraux uni- ou pluricellulaires. 20: filament cassé au niveau de cellules dégénérescentes. 21: filament à ramification vraie. 23 et 24: rhizoïde formé au niveau d'une cassure, et rhizoïde interne au niveau de cellules dégénérescentes. 25: filament pourvu d'un épaississement entre deux cellules. L'échelle est valable pour toutes les figures.

Fig. 26 à 32: Cytologie des filaments gamétophytiques de l'*Ulothrix flacca* var. *geniculata*. — 26: cellules possédant un chromatophore (ch) rejeté latéralement, lobé (l), avec 1 ou 2 pyrénoïdes entourés de plaques d'amidon juxtaposées (am); noter les grains d'amidon intraplastidial (ami), les vacuoles périphériques (v), et les tractus du cytoplasme pariétal (tr). 27: cellules colorées à l'hématoxyline de Regaud mettant en évidence les différents aspects de la structure des pyrénoïdes; jeune pyrénoïde à pyrénosome massif (a); pyrénoïde étoilé (b); pyrénoïde en voie de division (c). 28: cellules colorées *in vitro* au rouge neutre, mettant en évidence les vacuoles cellulaires; vacuoles centrale (vc); vacuoles périphériques (vp); endochromidies (e). 29 et 30: coloration nucléaire au propriocarmin ferrique révélant des noyaux quiescents (nq) avec leur nucléole (nu) et des noyaux en prophase (pr), métaphase (m; montrant 9 chromosomes visibles), anaphase (an) et télophase (t). 31: même coloration dans un filament en sporogenèse; métaphases au cours de la formation des spores dans un futur sporocyste. 32: même coloration dans un filament obtenu en culture à partir d'une spore méiotique; métaphase montrant le même nombre de chromosomes ($n = 9$). L'échelle est valable pour toutes les figures.

Fig. 33 à 47: Reproduction sexuée et anomalies du cycle sexué chez l'*Ulothrix flacca* var. *geniculata*. — 33: gamétocystes mûrs. 34: vésicule cytoplasmique contenant les gamètes, émise par l'ouverture latérale du gamétocyste. 35: gamètes biflagellés à isogamie latérale; planozygotes à quatre flagelles et deux stigmas. 36: planozygote perdant ses quatre flagelles, et zygotes fixés pourvus de deux stigmas. 37: coloration nucléaire de jeunes zygotes possédant encore deux noyaux. 38: évolution des zygotes à caryogamie normale en jeunes sporophytes codioloïdes. 39: sporophyte codioloïde après un mois de culture. 40: *Codiolum* ayant atteint leur maturité et soumis en conditions de jours courts: sporogenèse et émission de la vésicule hyaline qui renferme des zoospores méiotiques. 41: zoospores quadriflagellées méiotiques, zoospores fixées et début de germination selon le mode dressé. 42: aplanospores méiotiques non émises, germant à l'intérieur du *Codiolum*. 43: gamètes à développement parthénogénétique. 44: stades codioloïdes de taille réduite provenant du développement parthénogénétique des gamètes. 45: formation d'aplanospores dans un *Codiolum* issu du développement parthénogénétique des gamètes. 46: copulation de gamètes isogames et formation de zygotes apparemment normaux. 47: coloration nucléaire sur ces zygotes âgés de 48 heures à un mois, et montrant la persistance de deux noyaux; évolution de ces zygotes non caryogamiques en plantules filamenteuses; a: plantules au stade unicellulaire; b: plantule sur laquelle se forme le premier cloisonnement transversal; c: plantule pluricellulaire. L'échelle est valable pour toutes les figures.

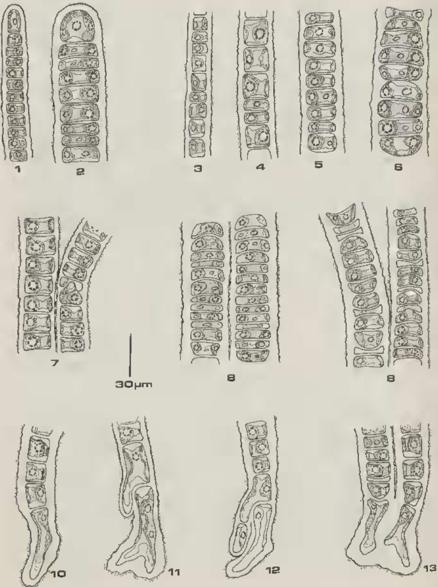
Source MNHN, Paris

Fig. 48 à 52 : Reproduction par zoospores directes chez l'*Ulothrix flacca* var. *geniculata*. – 48. filament gamétophytique portant deux types de sporocystes; a: macrozoospores quadriflagellées mobiles puis fixées; b: microzoospores quadriflagellées mobiles puis fixées. 49: filament gamétophytique dont les sporocystes donnent naissance à des aplanospores; a: aplanospores se développant en bouquet de filament à l'intérieur du sporocyste; b: aplanospore se développant à la surface d'un filament et simulant une ramification. 50: développement des spores directes selon le mode dressé bipolaire. 51: développement des spores directes selon le mode coalescent. 52: développement des spores directes selon le mode hétérotriche. L'échelle est valable pour toutes les figures.

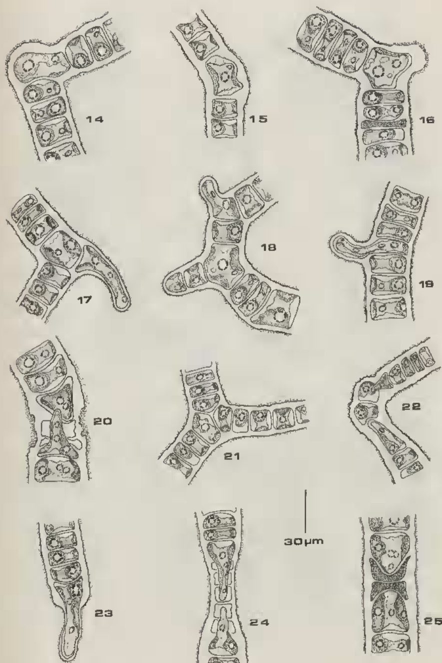
Fig. 53 à 57 : Propagules et boutures chez le gamétophyte d'*Ulothrix flacca* var. *geniculata*. – 53 : formation de propagules unicellulaires; a: au niveau d'un coude; b: à l'extrémité d'un filament cassé. 54: cellule intercalaire se divisant en trois cellules filles qui vont évoluer en trois propagules unicellulaires. 55: bouture pluricellulaire (thallospore) formée entre deux sporocystes vides. 56: une bouture pluricellulaire (thallospore) isolée. 57: fragmentation d'un filament en plusieurs boutures. L'échelle est valable pour toutes les figures.

Fig. 58 à 62 : Photographies se rapportant à l'*Ulothrix flacca* var. *geniculata*. – 58: accolements continus ou discontinus entre 2 filaments gamétophytiques. 59 : une ramification vraie. 60: vésicules hyalines émises hors des gamétocystes et renfermant encore les gamètes. 61: gamètes, isogamie latérale, planozygotes. 62: filaments accolés dont les cellules renferment un chromatophore qui n'occupe qu'une partie de l'espace cellulaire, dans lequel on reconnaît en outre la vacuole centrale et des vacuoles périphériques. L'échelle représente 30μm.

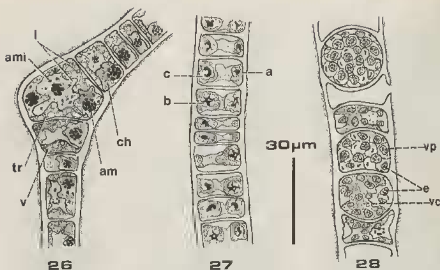
Source MNHN, Paris

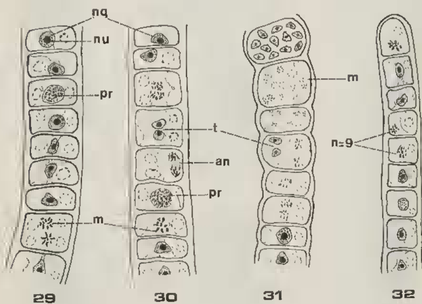


Source MNHN, Paris

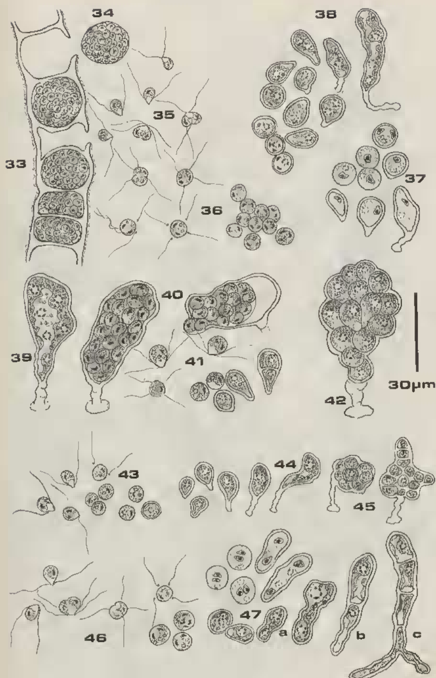


Source MNHN, Paris

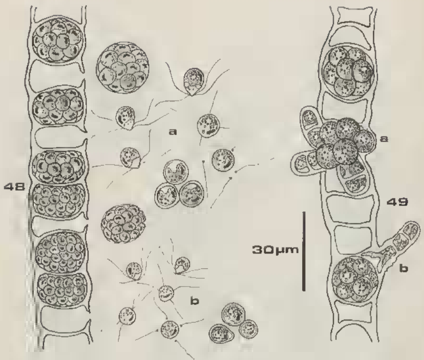




Source : MNHN, Paris



Source MNHN, Paris



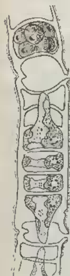


Source MNHN, Paris

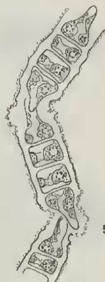






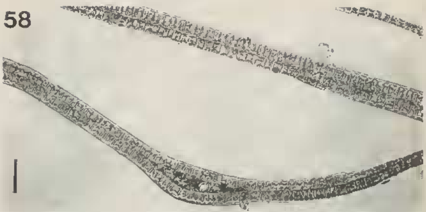






30μm

Source MNHN, Paris











Source : MNHN, Paris